

## Резюме

Мақалада Үркек карциносаркома клеткаларының электроструктуралық қасиеттері туралы зерттеулер баяндалады.

УДК 576.095

**В. А. КАЩЕЕВ**

**СТРУКТУРА МИКРОБИОЦЕНОЗА НОРЫ  
БОЛЬШОЙ ПЕСЧАНКИ В СЕВЕРНЫХ  
И ЦЕНТРАЛЬНЫХ КЫЗЫЛКУМАХ**

(Институт зоологии АН КазССР, Алма-Ата)

Исходя из биоценологической концепции В. Н. Беклемишева [1], согласно которой гнезда птиц и норы различных позвоночных представляют собой микробиотопы, а населяющие их организмы — микробиоценозы, мы рассматриваем биокomплекс семейной норы или колонии большой песчанки как достаточно четко обособленную часть общего биоценоза пустыни.

Колония большой песчанки в пустыне Кызылкум — один из базовых биологических комплексов, где обитают многие ксерофильные членистоногие. В эвстатических условиях микроклимата лабиринта норы могут существовать некоторые из мезо- и даже гигрофильных организмов. Большая песчанка и ее нора представляют центральное звено микробиоценоза, вокруг которого формируются характерный для этого грызуна паразитоценоз и комплекс организмов-сожителей, использующих колонию как место размножения и питания.

Многие виды эктопаразитов мелких млекопитающих известны как переносчики трансмиссивных заболеваний человека и животных. Для ясного понимания процессов естественной регуляции численности и активности эктопаразитов необходимо знание всего комплекса ботриобионтных членистоногих, обитающих в жилищах грызунов, их экологии и особенностей поведения. Роль отдельных видов нидиколов в такой регуляции несомненна, проверена опытным путем и доказана для некоторых хищников из различных семейств членистоногих [2, 3]. Описаны подробные наблюдения и установлены уровни регуляции численности блох отдельными хищниками из семейства жуков-стафилинид [4]. В последнее время обнаружены и изучаются паразиты блох из двух семейств энтомопатогенных нематод (*Theulenchidae*, *Mermithidae*), вызывающие гибель или кастрацию имаго [3].

Состав компонентов норового микробиоценоза и их экологические взаимоотношения определяются общим фаунистическим составом животных данной местности, частью которого они являются, и специфическими условиями обитания в данной норе. Велико влияние условий внешней среды и их изменений по сезонам года [2, 5]. Экологические отношения внутри биоценоза очень сложны и многогранны, но до сих пор изучены еще довольно поверхностно. Точно определить место в микробиоценозе мы можем только для некоторых, относительно хорошо изученных видов членистоногих.

Жилище большой песчанки — основа существования микробиоценоза — имеет стабильные и характерные только для этого микробиотопа особенности, позволяющие многим членистоногим проходить цикл своего развития и находить пищу. Прежде всего, это особый гидротермиче-

ский режим подземного лабиринта, создающий условия существования и развития организмов, требовательных к влажности и температуре. Нетрудно заметить (см. таблицу), что уже на глубине 1 м сезонные колебания этих показателей ниже, чем в верхних слоях почвы, а на глубинах залегания гнездовой камеры и ходов третьего яруса (2—2,5 м) вообще нет резких перепадов температуры, ее изменения в течение года происходят медленно и постепенно. Суточные колебания температуры едва заметны и равны сотым долям градуса, что, естественно, ощутимой роли в температурном режиме микробнотопы не играет. Изменение температуры с глубиной залегания ходов обуславливает одновременное существование в колонии участков с различным температурным режимом, создавая тем самым дополнительные условия для развития различных нидицолов. Показания 5 стационарных датчиков, установленных в колониях различных ландшафтных участков пустыни, позволили установить превышение температуры на 3—4 градуса в колониях, расположенных на такырах и глинистых участках аллювиальной равнины по сравнению с песками.

Таблица 1. Температура и влажность почвы на глубине залегания основных ярусов колонии большой песчанки

Месяц (1979 г.)	Температура на глубине, °С			Влажность на глубине, %		
	0,4 м	1,0 м	2,4 м	Живая колония		Нежилая
				0,4 м	1,5 м	1,5 м
I	3,6	6,8	12,2	1,3	1,9	4,4
II	1,1	3,5	9,7	1,1	1,5	4,8
III	4,8	5,1	8,3	1,9	2,6	4,9
IV	10,7	9,1	9,0	2,3	2,0	4,3
V	15,6	13,5	10,6	2,2	2,8	4,2
VI	20,6	18,2	13,4	1,9	2,7	3,8
VII	25,3	22,6	16,3	2,6	3,1	4,4
VIII	24,5	23,1	18,5	2,6	3,3	4,2
IX	22,8	22,1	19,3	2,6	2,5	5,1
X	15,9	18,6	19,2	1,8	2,3	5,3
XI	10,3	12,7	17,3	1,1	2,2	4,9
XII	2,1	9,6	14,6	1,2	2,2	4,7

В зимнее время вследствие жизнедеятельности грызунов влажность гнездовой камеры заметно выше, это в соединении с более высокой температурой создает благоприятные условия для перезимовки большинства нидицолов и даже размножения некоторых из них.

Подземным лабиринтом колонии — результатом деятельности многих поколений большой песчанки — пользуются многие виды мелких позвоночных, которые вносят в микробиоценоз своих специфических паразитов и сожителей. Так, в колонии большой песчанки часто можно встретить ежевых блох *Echidnophaga gallinacea* W. Некоторые виды грызунов могут устраивать свои жилища внутри колонии песчанки и тогда в микробиоценоз вклинивается еще один, часто обособленный, комплекс организмов, присущий другим грызунам.

Большую роль в формировании микробиоценоза играет субстрат различных участков колонии. Его наличие — необходимое условие существования различных схизофагов, которые в количественном отношении занимают первое место в микробиоценозе большой песчанки. Структура субстрата зависит от местоположения колонии и почвы, в которой вырыт лабиринт. Дно ходов и камер колонии представляет собой мягкий слой осыпавшихся сверху и со стенок песчинок и пылевидных частиц глины,

перемешанных с различными растительными остатками. Здесь находят необходимые условия обитания многие виды почвообитающих членистоногих и их личинок (*Blattoptera*, *Coleoptera* и др.). Видовой состав членистоногих, обитающих в таком рыхлом грунте, зависит от строения и качества последнего [5].

В колониях, расположенных на тонких лёссовых грунтах, жуки *Cosmosoma lineata* Kasch. и *C. flavus* Iskak. в стенках ходов и камер роют небольшие норки. В местах с таким грунтом (обычно это межбарханные ячейки) в результате многолетней роющей деятельности песчанок образуются небольшие возвышения из выброшенной на поверхность почвы. В этом рыхлом субстрате (иногда по структуре напоминающем цемент) обитает много различных роющих насекомых, как имеющих отношение к норovому микробиоценозу, так и живущих обычно на поверхности. Если же здесь растет саксаул или другое дерево, то животных особенно много. Большое значение для накопления и удержания влаги имеет структура почвы.

Своеобразным субстратом для обитания многих членистоногих являются пищевые запасы в кормовой камере и выстилка гнезда. Так, в кормовой камере колонии, достигающей иногда объема 1 м<sup>3</sup>, можно выделить несколько довольно отчетливых слоев, характеризующихся своими особенностями и фауной нидиколов. Верхний слой, состоящий из свежих веточек саксаула или травянистых растений — место обитания различных фитофагов и укрытия членистоногих-посетителей, которых здесь особенно много из-за близкого расположения выходов на поверхность. Здесь же укрываются от хищников блохи и большинство клещей. Второй слой, обычно смешанный из свежего и прошлогоднего корма и полусасыпанный песком, более плотный и служит местом локализации различных сапрофагов, питающихся растительными остатками. Часто в этом субстрате развиваются сапрофитные грибки, которыми питаются некоторые *Collembola*, *Formicidae* и личинки *Coleoptera*. Последний слой, состоящий из почвы с примесью растительных частиц, населяют личинки *Tenebrionidae*, *Curculionidae*, *Blattoptera* и другие сапрофаги, находящие здесь достаточно пищи и хорошую защиту от врагов.

Субстрат гнездовой камеры состоит из мягких травинок или сердцевин сухих стволов зонтичных и отличается стабильным гидротермическим режимом, что создает условия обитания и размножения большинства облигатных нидиколов. Здесь проходят личиночные стадии большинство видов блох и клещей. Наиболее богата и разнообразна фауна гнездовой камеры зимой. Верхние ярусы подземного лабиринта охлаждаются, а гнездовая камера и глубинные ходы сохраняют достаточно высокую температуру и влажность (см. таблицу, рис. 1, 2), вследствие чего многие компоненты микробиоценоза перемещаются и концентрируются в глубинной части колонии. Кроме того, гнездовая камера и близлежащие ходы, несомненно, обладают рядом особых микроклиматических условий, связанных с жизнедеятельностью грызунов.

Своеобразную и многочисленную фауну имеет субстрат туалетной камеры, которая находится обычно недалеко от гнезда и существует только в холодное время года. Иногда встречаются довольно обширные камеры, заполненные многолетними накоплениями экскрементов грызунов. Здесь формируется комплекс схизофагов, некоторые компоненты которого приурочены к обитанию только в этой части колонии и в других участках встречаются только при перемещениях. В туалетной камере постоянно обитают многие нидикольные копрофаги, некрофаги, кожееды и другие организмы, питающиеся продуктами выделения песчанок. Ими, в свою очередь, питаются хищники семейств *Staphylinidae* и *Histeridae*. Условия туалетной камеры благоприятствуют развитию некоторых сапрофитных грибков, которыми питаются мицетофаги (ногохвостки, личинки некоторых жуков, панцирные клещи).

В процессе эволюции хозяина, его паразитов и обитателей его гнезд формируется стойкий микробиоценоз, где отношения между членами базируются на трофических и пространственных связях. Еще со времени J. Norgman [7] нидиколов разделяют на группы по степени их связи с норовым микробиоценозом. Различная терминология, применяемая исследователями норовых микробиоценозов [2, 6, 7, 8], позволяет выделить 3 основные экологические группы нидикольных организмов:

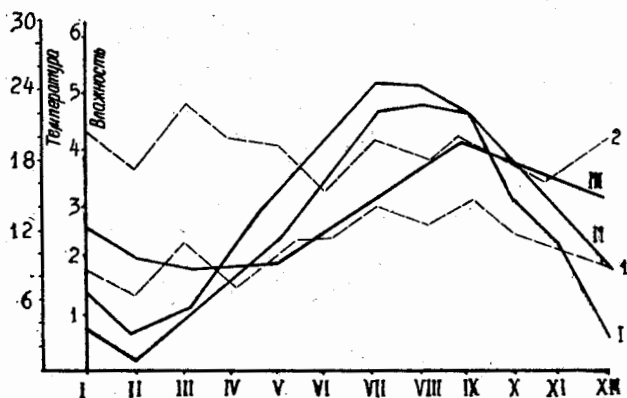


Рис. 1. Изменение температуры и влажности в течение года в колонии большой песчанки. Температура на глубинах: I—0,5 м; II—1 м; III—2 м; влажность на глубине 1,5 м; I—нежилая колония; 2—жилая колония

I. Случайные нидиколы (ботроксены [9] или фолеоксены [8]), использующие колонию как временное убежище от врагов или неблагоприятных климатических условий. Среди представителей этой группы можно встретить таких абсолютно несвойственных микробиотопу колонии большой песчанки членистоногих, как дневные бабочки, например

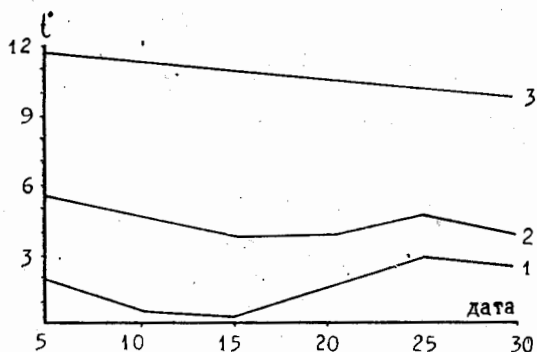


Рис. 2. Колебания температуры на разных глубинах колонии большой песчанки в течение февраля 1979 г.: 1—0,6 м; 2—1,2 м; 3—2,4 м

*Papilio machaon* L., попавшего в кормовую камеру колонии. Практически вблизи входов и в ходах верхнего яруса колонии можно встретить любое членистоногое, обитающее в пустыне. Только членистоногих, относительно часто встречающихся в колонии, насчитывается более 100 видов из трех классов. Среди ботроксенов преобладают различные виды жесткокрылых.

Судьба попавших в колонию случайных нидиколов различна: одни снова выходят на поверхность, другие поедаются хищниками внутри колонии. Некоторые из них живут довольно долго, находя здесь пищу и укрытие, но встречаются единичными особями — основная масса этого

вида обитает вне колонии. Большинство ботроксенов схизофаги (38%) и энтомофаги (41%) (*Scarabaeidae*, *Curculionidae*, *Carabidae*, *Staphylinidae*, *Histeridae*, *Coccinelidae*, *Formicidae*, *Aranea*). Фитофаги и эврифаги составляют 21% от общего числа ботроксенов (*Homoptera*, *Scarabaeidae*, *Tenebrionidae*, *Chrysomelidae*, *Curculionidae*, *Lepidoptera*). Обычно случайные нидиколы не заходят далеко в глубь колонии, но некоторые из них встречаются даже в гнездовой камере (*Formicidae*, *Tenebrionidae*, *Curculionidae*, *Aranea* и др.) Узкоспециализированные паразиты других видов млекопитающих хотя и являются типичными нидиколами, попадая в микробиоценоз большой песчанки вместе со своим хозяином, не входят в состав микробиоценоза вследствие отсутствия пищи, и их можно считать случайными для этого микробиотопа.

Богатая в видовом отношении, но малочисленная фауна ботроксенов не оказывает заметного влияния на комплекс постоянных обитателей колонии вследствие кратковременности их контакта и отсутствия стабильных трофических связей. Возмущение, вносимое в микробиоценоз большой песчанки в связи с их появлением, незначительно и быстро стабилизируется.

II. Факультативные нидиколы (ботрофилы или фолеофилы) встречаются не только в колонии, но и в других микробиотопах. Преобладание схизофагов среди ботрофилов объясняется наличием однородных субстратов в колонии и вне ее. Отсутствие строгой специализации делает необязательной связь ботрофилов с микробиоценозом большой песчанки, но их постоянное присутствие и тесная связь с субстратом микробиотопа представляют факультативных нидиколов как важный компонент норового микробиоценоза. Некоторые виды ботрофилов связаны с микробиоценозом только на определенной стадии развития.

Например, личиночные стадии клещей *Hyalomma dromedarii* живут и питаются в колонии, а взрослые ведут пастбищный образ жизни и нападают на крупных млекопитающих. Отдельные виды чернотелок развиваются в колонии и выступают как схизофаги, а взрослые жуки используют колонию в качестве укрытия от дневного зноя. Группа членистоногих, для которых известно такое циркулирующее участие в микробиоценозе, насчитывает 24 вида. Скорпионы постоянно встречаются в кормовой камере колонии, где живут и питаются, но основной биотоп этих видов — корни саксаула и чингила. Подобные членистоногие, отдельные особи которых становятся постоянными обитателями микробиотопа большой песчанки, являются переходным звеном от нидиколии случайной к факультативной. В состав этой весьма неоднородной в систематическом отношении группы входят представители 4 классов и 18 отрядов членистоногих. В группе факультативных нидиколов главенствующее положение занимают жесткокрылые и клещи, по типу питания относящиеся в основном к схизофагам.

Большую долю среди ботрофилов занимают хищники. В основном это представители жесткокрылых и паукообразных, которые охотятся за обитателями кормовой камеры и верхнего яруса колонии. Факультативные нидиколы — промежуточное звено перехода от обитания в открытых биотопах к микробиотопу большой песчанки. Именно представители этой группы в процессе эволюции приобретают адаптации, позволяющие перейти к обитанию исключительно в норах, или становятся членами паразитоценоза хозяина.

III. Облигатные нидиколы (ботробиионты или фолеобиионты) постоянно обитают и размножаются в колониях большой песчанки. К группе облигатных нидиколов относится большинство членистоногих, имеющих отношение к микробиотопу большой песчанки. Тесные трофические и пространственные связи ботробиионтов с хозяином норы, его жилищем и между собой представляют их как важнейших компонентов норового

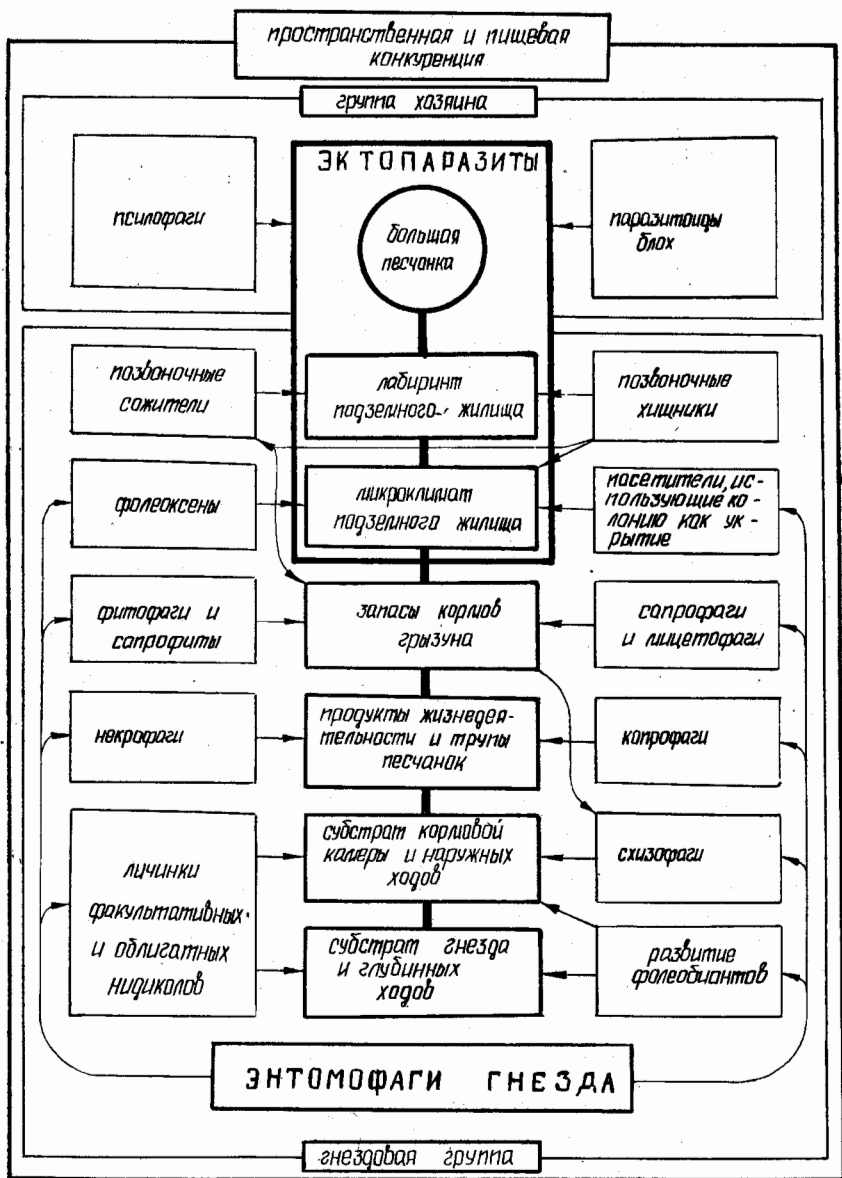


Рис. 3. Структура микробиоценоза колонии *Rhombomys opimus* Licht. в пустыне Кызылкум

биокомплекса. Облигатных нидиколов можно, в свою очередь, разделить на 2 группы, имея в виду их специализацию в отношении хозяина. Первую группу составляют виды, обитающие в норах одного вида грызунов или нескольких близких видов, ко второй относятся отробионты самых различных млекопитающих и птиц. Примером первой группы могут служить *Falagria medvedevi* Kasch., *Conosoma lineata* Kasch., *C. flavus* Iskak. и специализированные блохи песчанок, известные только из ее колоний. Вторая группа представлена видами, приуроченными к какому-либо субстрату, встречающемуся в жилищах многих млекопитающих. Это *Philonthus scribae* Fauv., *Coprophilus pennifer* Motsch., питающиеся блохами, *Gnathoncus suturifer* Rtt., истребляющий личинок блох в жилищах многих грызунов, и некоторые другие. Строгая специализация нидиколов зависит от многих факторов. Например, типичный обитатель нор суслика

*Citellus pygmaeus* стафилин *Oxytelus bernschaueri* Ganglb. в пустыне, где этот грызун отсутствует, перешел к обитанию в колониях большой песчанки. Некоторые широко распространенные экологически пластичные виды в пустынных условиях становятся облигатными нидиколами.

Пространственное распределение ботробионтов определяется их трофической специализацией. Паразиты хозяина почти равномерно распределяются по всей колонии, иногда скапливаясь у входов, в кормовой и гнездовой камерах — местах, наиболее часто посещаемых песчанками. Схизофаги локализируются на соответствующих субстратах, где они находят пищу, в других участках колонии встречаются только при перемещениях.

Основную группу облигатных нидиколов составляют облигатные и факультативные кровососы хозяина, образующие его паразитоценоз. Из них наибольшее значение имеют различные виды блох и клещей. Среди блох, паразитирующих на большой песчанке, наиболее многочисленны представители рода *Xenopsylla*, которым отводится главная роль в передаче чумы в популяциях большой песчанки. Наиболее характерные представители этого рода в исследуемом регионе (*X. gerbili caspica* и *X. confarmis*) являются количественной основой фауны эктопаразитов. На большой песчанке одновременно паразитируют несколько видов блох, причем их видовой состав меняется в зависимости от места расположения колонии, плотности и возрастного состава грызунов. Численность различных видов блох не одинакова по сезонам и может происходить замещение доминирования одного вида блох другим.

Вторую группу эктопаразитов представляют гамазовые, иксодовые и аргасовые клещи, среди которых менее выражена специализация в отношении хозяина. Наибольшее значение имеют гамазовые и аргасовые клещи. Большинство видов эктопаразитов равномерно распределяется в микробиотопе песчанки и циркулирует периодически по цепи «хозяин — нора — хозяин».

Третью группу составляют эпибионты хозяина, которые в течение всей жизни, а иногда и нескольких поколений не покидают волосяного покрова грызуна. В эту группу входят гамазовые клещи рода *Laelaps*, мнобии, вши и волосяные клещи.

Связь эктопаразитов с хозяином на разных этапах их развития может быть качественно иной вследствие различия трофических связей личинки и имаго. Например, личинки блох, питающихся кровью песчанок, — типичные схизофаги, потребляющие гниющие растительные остатки и экскременты взрослых блох. Самцы многих иксодовых, развивающихся в колониях, имеют рудиментарный хоботок и к высасыванию крови не способны, в то время как самки являются факультативными кровососами большой песчанки.

Непаразитические облигатные нидиколы образуют несколько трофических групп, специализированных к обитанию в различных субстратах колонии. Представители доминирующей группы схизофагов и рассмотренных выше гематофагов являются начальными звеньями трофических цепей для хищных членистоногих. Специализированные энтомофаги микробиоценоза большой песчанки — основной фактор, регулирующий численность эктопаразитов грызуна. Наиболее интересны в этом отношении представители семейств *Staphylinidae* и *Histeridae*, на важную роль которых в норных микробиоценозах указывают многие авторы [2, 3, 4]. При попадании в кишечник жуков *Pasteurella pestis* погибает [4] и, следовательно, сами они хранителями инфекции не являются. Этот факт, а также постоянное присутствие и высокая численность этих энтомофагов в колонии большой песчанки позволяют считать их одним из важнейших естественных профилактических факторов в качестве агента биоконтроля возникновения и распространения эпизоотий грызунов. В норах нами

обнаружено 23 вида стафилинид и 12 видов гистерид, из которых 18 — облигатные нидиколы большой песчанки.

У облигатных нидиколов в процессе эволюции вырабатывается комплекс морфоэкологических адаптаций, обеспечивающих более тесные трофические, топические и форические связи с хозяином. Чем более специализирован нидикол, тем ярче выражены такие приспособления.

Предлагаемая схема структуры микробиоценоза колонии большой песчанки (см. рис. 2) отображает только важнейшие биоценотические связи основных компонентов биологического комплекса организмов, связанных с микробиотопом колонии. Каждая из трофических групп нидиколов и их пространственные агрегации обладают своими внутренними локальными особенностями, изучение которых выявит их место и роль в общем микробиоценозе большой песчанки. Например, группа схизофагов трофически связана с таким количеством различных питательных веществ, что невозможно провести классификацию достаточно четко из-за неполного знания биологии отдельных видов нидикольных организмов.

В большинстве случаев это топические группировки копрофагов, некрофагов, сапрофагов, детритофагов и мицетофагов. С каждым из видов, входящим в определенную группу, в процессе его жизнедеятельности контактирует комплекс других видов, связанных с ним трофически, топически или форически. В колонии большой песчанки мы находим несколько пространственно обособленных участков, таких как кормовая, гнездовая, туалетная и другие камеры, каждая из которых характеризуется своим более или менее стабильным видовым составом и специфическими условиями обитания нидиколов. Некоторые нидиколы в одной стадии развития — типичные схизофаги, в другой переходят в другую трофическую группу, соответственно меняя свое пространственное распределение в микробиотопе (*Aphaniptera*, *Gamasoidea*, *Coleoptera* и др.), или вообще покидают колонию и переходят в другие биотопы пустыни.

Из приведенного примера видно, насколько сложны и многогранны биоценотические связи только в одной трофической группе нидиколов. Идеальной схемой микробиоценоза было бы изображение всех видов нидиколов со всеми их биоценотическими связями в микробиоценозе, что предполагает дальнейшее изучение видового состава, распространения и экологии нидиколов большой песчанки.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1959, т. 56, вып. 5, с. 3.
2. Высоцкая С. О. Биоценотические отношения между эктопаразитами грызунов и обитателями их гнезд. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, т. 23, 1967, с. 19.
3. Рубцов И. А. Враги блох. Л., 1981, с. 1—100.
4. Флегонтова А. А. Жуки-стафилины как регуляторы численности блох в норах суслика *Citellus pygmaeus* Pall. — Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., 1938, т. 16, вып. 1—2, с. 135.
5. Дубинин В. Б. Об обитателях нор животных глинистых пустынь Узбекистана. — Труды ЗИН АН СССР, 1954, т. 15, с. 283.
6. Лобачев В. С., Горский Ю. Б. Население и межвидовые контактные связи в норах-колониях большой песчанки в Приаральских Каракумах. — Бюл. МОИП, 1965, т. 70, вып. 5.
7. Norman J. Coleoptera from old bird's nests. — The entomol. Mon. Mag., 1906, 17, p. 39—76.
8. Falcoz L. Faune des Terrires et des Nids. — An. de la Soc. Linneene. 1915, Lyon, 61, 59.
9. Власов Я. П. Нора как своеобразный биотоп в окрестностях Ашхабада. — В кн: Пробл. паразитол. и фауны Туркмении. Ашхабад, 1937, с. 241.

#### Резюме

Мақалада, Қызылқұмда кездесетін тышқанның інінің құрылысы мен микроорганизмдері жайлы мағлұматтар беріледі.